

黔西北喀斯特生境中主要植物的繁殖物候及种子生产^{* 1}

陈发军^{1 2 3}, 陈坤浩⁴, 沈有信¹

(1. 中国科学院 西双版纳热带植物园, 云南 昆明 650223; 2. 中国科学院 研究生院 北京 100049;
3. 内江师范学院 生命科学学院, 四川 内江 641112; 4. 毕节学院 环境与生命科学系, 贵州 毕节 551700)

摘要: 开花和结实等繁殖过程对植物群落具有重要影响, 也是研究植物与环境关系的主要方面. 通过对黔西北喀斯特生境中主要植物开花物候、种子生产和散布的研究, 明确了该地区植物的主要繁殖特征. 结果表明: 开花和果实成熟分别发生在相对集中的月份, 具有相似的变化格局. 始花期与开花持续时间显著相关, 开花早的植物具有更长的花期以保障繁殖成功, 但始花期与果实成熟期没有明显关系. 植物在物候事件之间存在着权衡. 群落中植物的开花物候发生了明显重叠, 部分物种间重叠程度较高. 不同植物果实(种子)的大小和产量具有很大差异, 种子散布期在种间和年际间也不相同, 大多数植物具有较长的种子散布期以适应该地区异质性极高的复杂环境. 权衡关系等繁殖策略是植物适应喀斯特生境和应对环境变化的重要方式.

关键词: 繁殖物候; 适应; 开花物候重叠; 种子生产 种子散布

中图分类号: Q 948.1 文献标识码: A 文章编号: 0258-7971(2011)06-0727-08

黔西北位于云贵高原乌蒙山东坡, 海拔较高, 植物生长季相对较短; 加之喀斯特地区环境异质性强, 地质和水文现象独特, 该地区植物需要一定的策略以适应这种环境^[1-2]. 围绕植物与喀斯特环境的关系, 相关研究分析了植物在生理生态方面对多种环境因子的适应, 物理环境和生物相互作用在群落形成和维持中具有重要影响^[3-4]. 植物开花、种子生产和散布等繁殖过程与环境适应密切相关, 是生态学相关领域研究的重要内容^[5-6]. 针对这些繁殖特征的研究有利于揭示植物与环境的关系, 理解主要植物对黔西北喀斯特生境的适应.

开花格局中的开花时间和花期长短对植物的繁殖成功具有重要影响^[7]. 春季较早开花的植物可能具有资源获取方面的优势, 同时将有足够的时间用于果实和种子的发育; 但另一方面, 这些植物也面临低温和传粉者缺乏等不利环境条件, 尤其是在纬度和海拔较高的地区^[8-9]. 花期长短在不同植物之间存在很大差异, 反映了植物的适应能力. 较

长的花期能够缓解种间资源竞争, 是保障繁殖的一种方式, 但同时也需要付出相应的代价维持该过程. 对于适宜季节的温度和水分等资源的竞争利用使得植物花期存在重叠, 而对传粉者的竞争又可导致开花时间分化. 种间开花格局往往影响着植物之间的相互关系^[5]. 为获得较高的繁殖效率, 植物在这些特征之间存在着权衡.

种子数量在不同物种、植株以及年份间存在显著变异, 对种子生产的研究有助于理解众多的生态理论和过程^[10-11]. 种子散布可以发生在空间和时间两个方面, 从而使后代具有适宜萌发和生长的环境. 传播距离和种子密度变化是种子散布研究的重点^[12-13], 而对于散布时间的关注要少于对原因和方式的关注, 并且多集中在物候和散布媒介的相互作用方面^[6]. 种子休眠是一种时间上的扩散, 对此人们进行了大量的研究^[14]. 在果熟期, 一些植物的果实在成熟后很快脱落, 而一些具植冠种子库的植物的果实可以在植株上存留几年甚至数十年, 作为

* 收稿日期: 2011-05-30

基金项目: 国家科技支撑计划资助项目(2007BAD53B02).

作者简介: 陈发军(1984-) 男, 四川人, 助教, 主要从事恢复生态学方面的研究.

通讯作者: 沈有信(1966-) 男, 云南人, 副研究员, 主要从事种子生态学和恢复生态学方面的研究.

种子延迟散布的典型例子. 相关研究对植冠种子库的形成和意义进行了深入探讨^[15-16]. 大多数植物具有较长的种子散布期, 往往持续数月, 而对于这些较长种子散布期的形成和适应意义关注较少. 针对果实的物候研究对此重视也不够, 尽管在某些生境中这种格局可能具有重要的生态作用^[17].

本文将植物开花和结实相结合, 在以前对该地区主要植物物候格局研究的基础上^[18], 进一步分析了繁殖物候资料和种子生产情况, 试图回答以下几个问题: ① 群落中各物种的开花时间和花期长短之间是否存在联系, 对果物候产生了怎样的影响; ② 群落中各种植物之间存在多大的开花重叠程度; ③ 该地区典型植物的种子(果实)生产情况; ④ 植物果实数量动态及种子散布期的影响因素. 在此基础上探讨植物繁殖特征之间的权衡关系以及植物对黔西北喀斯特环境的适应策略.

1 研究方法

研究地毕节市位于贵州省西北部, 属亚热带湿润季风气候区, 年平均温度 13.0℃, 年降雨量 960 mm, 冬季严寒少雨, 干湿季节交替明显. 该地区岩石裸露率高, 土壤类型主要为山地黄棕壤、黄壤和石灰土等. 典型植被为喀斯特常绿落叶阔叶混交林, 占优势的科包括壳斗科(Fagaceae)、樟科(Lauraceae)、胡桃科(Juglandaceae)、榆科(Ulmaceae)、大戟科(Euphorbiaceae)和忍冬科(Caprifoliaceae)等等^[2]. 观测样地设置在毕节市郊(105°16'E 27°19'N), 海拔 1490~1650 m, 植被覆盖良好, 为典型的喀斯特常绿落叶阔叶混交林植被. 研究植物主要为乔木和灌木(表1), 每种植物选择3~5株, 个别物种少于3株. 由于观测难度和标记枝损坏等因素, 选择了白栎、光叶栲子和贵州金丝桃等8种在多种生境类型中极为常见, 且易于标记和计数果实数量的植物作为种子生产和散布的研究对象.

2008年10月至2010年1月植物繁殖期间, 每周观测一次选定植物的开花结实情况. 果物候变化慢的时期每10 d观测1次. 从某一植株开始开花到所有植株停止开花记为开花期, 大部分果实成熟到全部脱落记为果实散布期. 在开花前随机标记某一枝条, 连续统计标记枝上的果实数量, 从幼果期

一直持续到果熟期果实绝大部分脱落时, 分析果实的数量动态. 结合物候观测确定果熟期开始时的果实数量, 并根据各株结实情况估算出全株的果实产量, 分析种间和种内变异.

各物候期的关系采用相关分析; 开花重叠指数采用生态位重叠分析^[19]; 各物候特征对果实散布期的影响采用多元回归分析. 统计开花重叠时, 为区分不同物候阶段的影响, 将开花盛期植物的花数量判定为始花期和开花末期的2倍, 分句统计处于各物候期的植株数量; 分析参数 $N = (N_1 + N_3) \times 1 + N_2 \times 2$, 其中 N_1 为处于始花期的个体数, N_2 为处于盛花期的个体数, N_3 为处于末花期的个体数, 该参数包括了开花持续时间、开花相对强度和植株间开花同步性等3方面的信息, 计算 Pianka 指数. 比较分析各物种间的果数量和散布特征, 用同种植物各株同一观测时间果数量的平均值表示该种植物的果数量; 果实产量均为进入果成熟期时的果实数量. 数据处理和作图在 EXCEL, SPSS 和 ECOSIM 中完成.

2 结果与分析

2.1 繁殖物候的季节格局 不同植物开花和结实的时间存在一定差异, 但从季节上看, 这些物候现象也是相对集中的^[18]. 图1为不同月份处于开花期和果熟期的植物种类以及多年平均的月均温和月降雨量. 由图1可知, 开花和果实成熟都持续了很长的时间; 当群落中植物开始开花时, 外界温度较低, 降雨量也较少; 果实成熟从开花后期开始, 在花期结束后具成熟果实的植物种类逐渐增加并达到最大. 2009年和2010年的1月, 均有部分物种的植株上存留着前一年生产的果实.

2.2 主要植物的开花物候特征 对该地区主要观测植物的分析发现, 始花期和花期持续时间存在显著的负相关性($R = -0.440$, $P < 0.05$) (图2). 同时, 开花早的植物果成熟不一定早, 始花期和始成熟期之间没有明显关系($R = -0.292$, $P > 0.05$), 且不同物种间果成熟期的变异大于始花期. 8种植物的始花期和花期持续时间具有很大差异. 竹叶椒和白栎开花较早, 光叶栲子开花最晚; 光叶栲子花期较短, 而刺梨和贵州金丝桃花期较长. 这几种植物在4月上旬开花, 此时环境条件已经较为适宜.

表 1 观测植物的基本形态特征
Fig. 1 Characteristics of the plant species for observation

科名	种名	生活型	花果特征
桦木科	亮叶桦 <i>Betula luminifera</i>	乔木	雌雄花序分离; 果序单生, 小坚果倒卵形
	川榛 <i>Corylus heterophylla</i> var. <i>sutchuenensis</i>	灌木或小乔木	雄花序下垂; 坚果近球形, 黄绿色
	云贵鹅耳枥 <i>Carpinus pubescens</i>	乔木	花序状排列, 果苞纸质, 小坚果卵形
	岩生鹅耳枥 <i>Carpinus rupestris</i>	灌木或小乔木	果苞宽半卵形, 小坚果长圆形
壳斗科	麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	乔木	雄花序, 雌花在总苞内; 坚果卵状圆柱形
	白栎 <i>Quercus fabri</i>	乔木或灌木状	雌花序具几朵花; 坚果长椭圆形
樟科	山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	灌木或小乔木	伞形花序, 黄色; 浆果状核果近球形, 黑色
	红叶木姜子 <i>Litsea rubescens</i>	灌木或小乔木	伞形花序, 花黄色; 果球形
	香叶树 <i>Lindera communis</i>	灌木或小乔木	花黄色; 浆果状核果卵形, 红色
胡桃科	圆果化香 <i>Platycarya longipes</i>	小乔木	雌、雄或两性花序; 坚果近圆形, 黑褐色
榆科	榆树 <i>Ulmus pumila</i>	乔木	花簇生; 翅果近圆形或宽倒卵圆形, 白黄色
杨柳科	响叶杨 <i>Populus adenopoda</i>	乔木	柔荑花序; 蒴果椭圆形
漆树科	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	小乔木	圆锥花序, 花浅黄绿; 核果球形略扁
桑科	构树 <i>Broussonetia papyifera</i>	乔木	雌雄异株, 雌花序假头状; 聚花果橙红
芸香科	竹叶椒 <i>Zanthoxylum planispinum</i>	灌木或小乔木	聚伞状圆锥花序; 果圆形, 红色
	刺异叶花椒 <i>Zanthoxylum ovalifolium</i> var. <i>spinifolium</i>	灌木	花序顶生, 黄绿色; 果圆形, 红色
鼠李科	多脉猫乳 <i>Rhamnella martini</i>	灌木或小乔木	聚伞花序, 花黄绿; 核果成熟黑紫色
	薄叶鼠李 <i>Rhamnus leptophylla</i>	灌木	花簇生, 白色; 核果球形, 黑色
蔷薇科	缙丝花 <i>Rosa roxburghii</i>	灌木	花粉红至深红; 果扁球形具刺, 绿黄色
	火棘 <i>Pyracantha fortuneana</i>	灌木	复伞房花序, 花白色; 梨果近圆形, 红色
	中华绣线菊 <i>Spiraea chinensis</i>	灌木	伞形花序, 白色; 蓇葖果, 褐色
	光叶栒子 <i>Cotoneaster glabratus</i>	灌木	复伞房花序, 花白; 果球形, 红色
忍冬科	珍珠英 蒨 <i>Viburnum foetidum</i> var. <i>cean-othoides</i>	灌木	花白色; 果圆形, 紫红色
紫金牛科	铁仔 <i>Myrsine africana</i>	灌木	簇生或近伞花序; 果球形, 紫黑色
藤黄科	贵州金丝桃 <i>Hypericum kouytcheouense</i>	灌木	花顶生, 金黄色; 蒴果红褐色
卫矛科	短梗南蛇藤 <i>Celastrus rostrornianus</i>	藤状灌木	聚伞花序, 黄绿色; 蒴果近球形, 黄色
旌节花科	云南旌节花 <i>Stachyurus yunnanensis</i>	灌木	总状花序, 绿白至黄色, 果球形, 黄绿色
大戟科	石岩枫 <i>Mallotus repandus</i> var. <i>repandus</i>	攀援状灌木	总状花序或下部分枝; 蒴果棕黄色
五味子科	翼梗五味子 <i>Schisandra henryi</i>	木质藤本	花黄绿色; 小浆果棕红色
小檗科	箭叶淫羊藿 <i>Epimedium sagittatum</i>	草本	圆锥花序, 花白色; 蒴果绿色

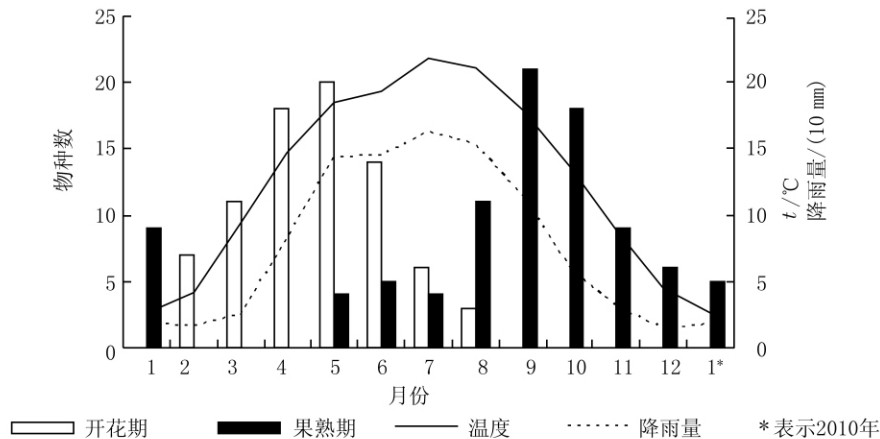


图1 繁殖物候的季节格局及气候因子变化

Fig. 1 Seasonal pattern of reproductive phenology and variation of weather factors

植物开花物候存在明显的重叠. 群落中 30 种植物总体的平均重叠指数为 0.255 ($P < 0.01$), 不同物种的平均重叠指数存在差异, 具有较高重叠指数的物种数最多(图3). 不同植物所具有的重叠物种数不同, 物种之间的重叠指数从 0~1 不等, 即从花期没有重叠到开花格局完全重叠的情况都有. 这 8 种主要植物与其它植物的平均重叠指数在 0.340~0.430 之间, 与 14~25 种植物发生了开花重叠. 其中, 刺梨开花时外界环境条件适宜, 且其花期较长, 具有最高的开花重叠指数和最多的重叠物种, 分别为 0.430 和 25.

2.3 果实数量动态以及种子生产和散布 不同植物种类果实的数量动态具有大致相同的趋势, 但各阶段的特征在物种间存在差异(图4). 在连续观测的 6 种植物中, 多数种类果实数量都具有先增加然后逐渐减少的过程. 竹叶椒在果成熟前后有一段数

量较稳定的时期, 之后数量快速下降; 而光叶栒子则在幼果期经历了果实数量快速下降的阶段. 在幼果期, 由于幼果的不断产生, 果实数量先有一个增加的趋势, 随后进入相对稳定的时期. 幼果期果实比较脆弱, 易受环境影响, 加之植物自身的一些特性, 致使大部分植物的果实数量在幼果期有下降的记录, 幼果部分脱落, 如刺梨等. 随着果实成熟, 果实开始大量脱落, 一些植物果实数量下降趋势明显, 如多脉猫乳等; 但也有一些植物果实成熟后并不立即脱落, 果实数量在一段时间内没有变化, 如刺梨和光叶栒子. 因此, 不同植物果实成熟后在植株上的存留时间是不同的. 此外, 观测发现川榛的果实幼果期前期数量较多, 但在将要成熟的阶段减少很快, 以至于发育成熟的果实数量很少. 由此可见, 不同植物果实脱落的时间和原因并不相同.

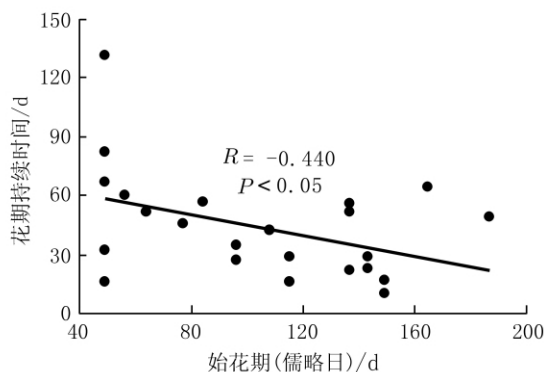


图2 植物始花期与开花持续时间的关系

Fig. 2 The relationship of initial flowering and flowering period

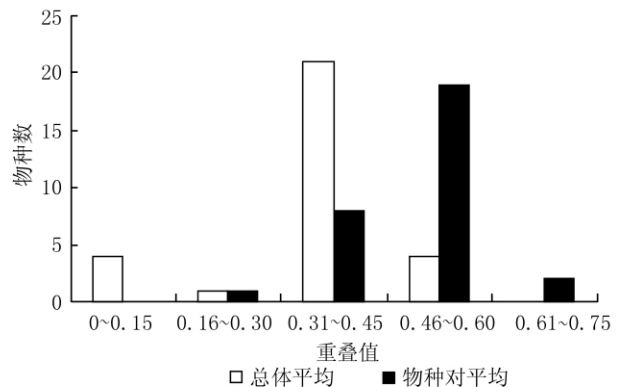


图3 不同平均重叠指数物种的数量分布

Fig. 3 Distribution of number of species with different overlap index

为理解植物种子散布的时间特征,对8种观测植物连续a年果熟期的记录进行了分析。结果表明:大多数植物种类都具有3~4个月甚至更长的散布期,其持续时间在种间和年际间存在差异。2008年开花结实后,在2009年1月上旬有6种植物仍有果实存留在植株上,白栎和石岩枫较早完成果实散布。2009年开花结实后,只有贵州金丝桃和竹叶椒的果实散布期持续到了下一年,石岩枫在当年10月下旬即结束果实散布,其余植物均持续到当年11~12月。多数植物(75%)2008年果实散布结束的时间更晚,短梗南蛇藤和刺梨的持续时间更长。结合对研究地以外其它植株的观察,在具有延迟散布特点的植物中,贵州金丝桃和火棘最为典

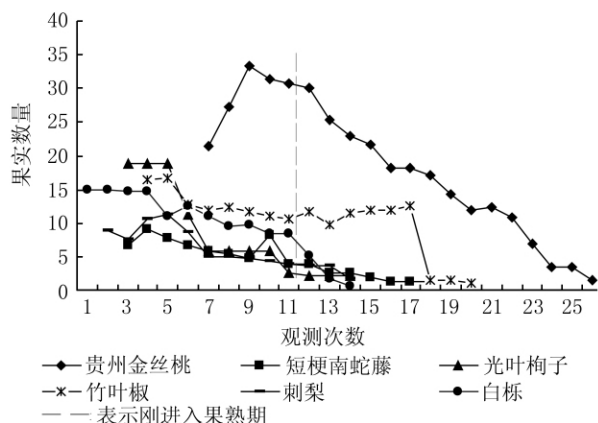


图4 6种主要植物的果实数量动态

Fig. 4 Quantitative dynamics of fruits of six main plant species

3 讨论

3.1 开花物候特征的权衡和种间相互作用 植物繁殖是生活史的关键环节,研究植物的繁殖特征有利于理解植物对环境的适应^[14]。开花和结实等现象之间存在明显关联,植物能够通过权衡资源分配,适应环境变化并获取较大的繁殖成功^[9-20]。始花期与开花持续时间的负相关性表明了植物对黔西北喀斯特地区气候等环境条件的适应。较早开放的花由于面临较高的风险,其结实率和种子质量可能会受到影响^[8],但在时间上的优势使得该类植物可以具有较长花期,延长开花时间可以起到繁殖保障的作用。较晚开放的花处在良好的环境中,传粉者可获得性高,可以尽量减少维持长时间开花的能量消耗;另一方面,此时黔西北地区开花植物种

型。2010年1月上旬,在野外观察中发现,这2种植物的许多植株上都有大量果实,经初步检查种子完好。多元回归分析表明,开花持续时间和始花期并不能很好地表征种子散布期的长短,而始成熟期与其显著负相关($R^2=0.734$, $P<0.01$)。

同种植物不同个体的表现也不尽相同。一些种类个体间的差异较小,果实数量比较稳定,如竹叶椒、光叶栒子和白栎。一些种类个体间差异较大,果实数量变化较大,且规律不明显,如短梗南蛇藤和刺梨等。各种植物在果熟期开始时的产量及其变异见图5,其中短梗南蛇藤的变异最大,与果实产量平均值相当,故未在图中画出。

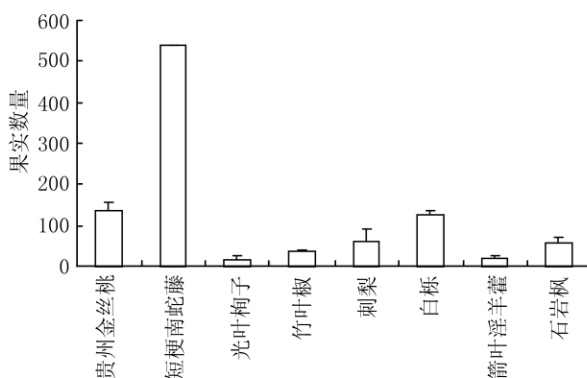


图5 8种主要植物的果实产量(平均值±标准误差)

Fig. 5 Fruit yield of eight main plant species (Mean ± SE)

类多,可能面临传粉者竞争,大量的花集中开放以增大花展示也可能是该类植物花期较短的一个原因。该结果与肖宜安等^[21]和柴胜丰等^[22]针对单个物种的研究结论一致,说明这种规律在种群和群落水平都存在。黔西北喀斯特地区早春严酷的条件和较短的开花适宜期可能使得这一现象更加普遍和明显。同时,相关研究发现,开花期受果实发育所需时间的制约^[23],各种植物都要保障充足的果实发育时间。始花期和开花持续时间的这种关系在一定程度上解释了开花时间和果成熟期之间没有显著相关性的原因。在研究的喀斯特植物中,始花期差异很小,但果成熟期差异较大,说明不同的物种在花期长短和果实发育阶段存在明显差异。

显著的开花重叠表明了黔西北喀斯特植物开花相对集中,共存植物开花期的生态位存在较大重

叠. 土壤环境和空间因子等并不能完全解释喀斯特群落格局, 生物相互作用也起着重要作用^[4], 因此这也可能是该喀斯特地区物种共存维持机制的一部分. 开花重叠程度反映了植物之间潜在的相互作用, 年际气候变化等造成的开花物候改变还可能会改变群落开花格局, 从而影响植物之间的相互关系和作用强度^[24]. 研究的植物中, 刺梨的重叠指数最高, 且与25种植物的开花期有不同程度的重叠, 在某些时期与其它植物的种间竞争可能会比较激烈. 重叠指数较低的植物与其它植物的直接作用较弱, 更可能以相互促进等其它方式发生关系. 开花重叠程度对开花期间关系的重要作用还受到植物所依赖的传粉媒介的影响^[25]. 风媒传粉植物间的相互关系可能没有依靠少数动物传粉植物的关系紧密, 具不同传粉方式植物间的影响也可能较小. 不同开花重叠程度对植物开花格局和结实的影响有待于进一步的细致研究.

3.2 果实数量动态以及种子的散布 充足的营养和水分是植物繁殖的重要保障. 喀斯特生态系统中, 土层浅薄和水分快速流失是非常显著的特点^[2]. 尽管该地区果实发育的季节降雨量并不太少(月降雨量从几十至200 mm不等), 但局部的水分和养分限制可能仍然存在^[1]; 同时, 处于幼果期的果实容易受到不良环境的影响. 因此, 幼果期是果实发育的一个关键时期. 受喀斯特环境的制约, 在部分种类或某些个体中, 幼果期的果实损失占较大的比例, 如光叶柃等. 在果熟期, 果实自然脱落和动物取食是果实数量减少的重要因素, 其发生频率决定了果实在该阶段的数量动态. 相关研究发现喀斯特地区土壤种子库存在季节变异^[26], 明确植株上果实数量变化有利于更好地理解繁殖体的补充格局.

不同的植物由于种子散布策略不同, 会形成不同的适应特征和散布格局^[13, 27], 散布期长短、扩散距离以及某阶段散布的种子数量在不同植物间都可能存在差异. 种子散布期的形成受多种因素影响, 散布方式和相关物候事件起着重要作用^[5, 10]. 研究中, 始成熟期早的植物具有更长的种子散布期, 而非较早的完成散布, 如竹叶椒和贵州金丝桃; 野外观察发现在严酷的冬季(1月)仍有部分植物果实在植株上. 由于观测植株数量和个体差异的限制, 对种子散布持续到次年的植物数量还可能存在低估. 由此可见, 黔西北喀斯特植物倾向于产生一

个较长的种子散布期. 延长种子散布期的典型例子发生在具有植冠种子库的植物中, 其果实可以在植株上存留几年甚至几十年, 种子逐步地释放到周围环境^[16]. 通过植冠种子库延迟种子散布具有重要的生态功能, 如储备种子和平衡年际变化, 等待有利的萌发生长条件等^[15]. Bastida 和 Talavera^[17]研究了地中海2种灌木种子散布的时空格局, 认为存留的种子是植物种子库的一部分, 较长的散布期是降低风险的方式. 自然选择为避免种内竞争而促使植物产生很高的种子扩散率^[14], 延长散布期可能还具有增加有效扩散的作用. 黔西北地区主要植物果实宿存时间相比松柏科的一些植物并不长. 但在该地区冬季严酷且异质性极高的环境下, 植物部分种子在第2年释放的生态意义是值得探讨的. 因为霜冻严重的时期, 果实在植株上直接暴露于环境中是存在风险的, 植物需要在形态和生理上具有相应的适应对策. 结合植物特征、环境因素及前人相关研究^[1-2, 10, 13, 16], 在黔西北喀斯特生境中植物延迟散布可能具有以下几点意义:

(1) 不同的媒介可能导致种子的传播距离不同; 即使依靠同一种传播媒介, 种子散布的距离也会存在差异. 同时, 喀斯特环境具有很强的异质性, 种子的命运与散布到的微环境密切相关. 因此, 延长散布期有助于分担种子遭遇不利环境的风险, 同时增加长距离传播的可能性.

(2) 一些植物的种子易被动物取食, 过度捕食不利于植物的种群更新. 黔西北地区的白栎等也可能存在类似问题. 在植株上被地面动物取食和破坏的可能性较低.

(3) 黔西北地区冬季寒冷少雨, 果实宿存在植株上有利于其散布后尽快获得良好的环境条件. 春季温度开始升高, 降雨量也开始增加, 这将有利于种子萌发和生长. 早春多风的天气也可以借助部分植物更有效地散布种子.

(4) 依靠相同动物传播种子的植物之间可能存在竞争. 黔西北主要植物物候的季节性十分明显, 果成熟的时间也相对集中. 部分植物通过延迟散布避开果熟高峰期, 有利于吸引有效散布者的拜访.

(5) 具较长种子散布期的植物在优化散布格局的同时, 又不影响下一生长季的营养生长和繁殖, 从而获取尽可能大的繁殖成功.

综上所述, 植物在物候事件之间的权衡, 有效

的种子生产和较长的散布期是植物应对黔西北喀斯特环境异质性和周期性变化的适应策略。

致谢: 感谢毕节市气象局提供的气象资料。感谢李青、宋勇、刘华贵、朱克强和雷静所做的大量野外工作, 以及陈智发、赵春燕、贺赫和李卫朋在论文写作过程中给予的帮助。

参考文献:

- [1] 屠玉麟. 贵州喀斯特森林的初步研究[J]. 中国岩溶, 1989, 8(4): 282-290.
- [2] 周政贤. 贵州森林[M]. 贵阳: 贵州科技出版社, 1992.
- [3] 何跃军, 钟章成. 喀斯特地区植被恢复过程中适生植物的生理生态学研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2010, 18(5): 586-592.
- [4] 宋同清, 彭晚霞, 曾馥平, 等. 木论喀斯特峰丛洼地森林群落空间格局及环境解释[J]. 植物生态学报, 2010, 34(3): 298-308.
- [5] FENNER M. The phenology of growth and reproduction in plants[J]. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 1998, 1(1): 78-91.
- [6] FENNER M. Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities[M]. 2nd ed. Wallingford: CAB International, 2000.
- [7] ELZINGA J A, ATLAN A, BIERE A, et al. Time after time: flowering phenology and biotic interactions[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2007, 22(8): 432-439.
- [8] AUGSPURGER C K. Spring 2007 warmth and frost: phenology, damage and refoliation in a temperate deciduous forest[J]. Functional Ecology, 2009, 23(6): 1031-1039.
- [9] FORREST J, THOMSON J D. Consequences of variation in flowering time within and among individuals of *Mertensia fusiformis* (Boraginaceae), an early spring wildflower[J]. American Journal of Botany, 2010, 97(1): 38-48.
- [10] HOWE H F, SMALLWOOD J. Ecology of seed dispersal[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1982, 13: 201-228.
- [11] YASAKA M, TAKIYA M, WATANABLE I, et al. Variation in seed production among years and among individuals in 11 broadleaf tree species in northern Japan[J]. Journal of Forest Research, 2008, 13(2): 83-88.
- [12] CAIN M L, MILLIGAN B G, STRAND A E. Long-distance seed dispersal in plant populations[J]. American Journal of Botany, 2000, 87(9): 1217-1227.
- [13] NATHAN R, MULLER-LANDAU H C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2000, 15(7): 278-285.
- [14] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2004.
- [15] LAMONT B B, LE MAITRE D C, COWLING R M, et al. Canopy seed storage in woody plants[J]. The Botanical Review, 1991, 57(4): 277-317.
- [16] 马君玲, 刘志民. 植冠种子库及其生态意义研究. 生态学杂志, 2005, 24(11): 1329-1333.
- [17] BASTIDA F, TALAVERA S. Temporal and spatial patterns of seed dispersal in two cistus species (Cistaceae)[J]. Annals of Botany, 2002, 89(4): 427-434.
- [18] 陈发军, 陈坤浩, 谢永贵, 等. 黔西北喀斯特生态系统中主要植物物候格局[J]. 山地学报, 2010, 28(6): 695-703.
- [19] GOTELLI N J, ENTSMINGER G L. EcoSim: null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey - Bear. Jericho, VT 05465 [CP/OL]. <http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>.
- [20] PRIMACK R B. Relationships among flowers, fruits, and seeds[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1987, 18: 409-430.
- [21] 肖宜安, 何平, 李晓红. 濒危植物长柄双花木开花物候与生殖特性[J]. 生态学报, 2004, 24(1): 14-21.
- [22] 柴胜丰, 韦霄, 蒋运生, 等. 濒危植物金花茶开花物候和生殖构件特征[J]. 热带亚热带植物学报, 2009, 17(1): 5-11.
- [23] SINGH K P, KUSHWAHA C P. Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a tropical deciduous forest in India[J]. Annals of Botany, 2006, 97(2): 265-276.
- [24] FORREST J, INOUE D W, THOMSON J D. Flowering phenology in subalpine meadows: does climate variation influence community co-flowering patterns[J]. Ecology, 2010, 91(2): 431-440.
- [25] RAMIREZ N. Temporal overlap of flowering species with the same pollinating agent class: the importance of habitats and life forms[J]. International Journal of Bot-

- any 2005 ,1(1) : 27-33. (2) : 99-107.
- [26] SHEN Y X ,LIU W Y ,CAO M ,et al. Seasonal variation in density and species richness of soil seed-banks in karst forests and degraded vegetation in central Yunnan ,SW China [J]. Seed Science Research ,2007 ,17
- [27] 陈美卿 ,王崇云 ,张宗魁 ,等. 云南油杉种子散布的生态适应特征研究 [J]. 云南大学学报: 自然科学版 ,2010 ,32(2) : 233-238.

Reproductive phenology and seed production of main plants in Karst habitat in northwest Guizhou ,China

CHEN Fa-jun^{1 2 3} , CHEN Kun-hao⁴ , SHEN You-xin¹

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden ,Chinese Academy of Sciences ,Kunming 650223 ,China;

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences ,Beijing 100049 ,China;

3. College of Life Sciences ,Neijiang Normal University ,Neijiang 641112 ,China;

4. Department of Environment and Life Science ,Bijie University ,Bijie 551700 ,China)

Abstract: Phenology of flowering and fruiting influences importantly on plant communities and it is one of the key clues to understand the relationship between plants and environment. We have studied the flowering phenology ,seed production and dispersal of main plants in Karst habitat in Northwest Guizhou. The results showed that flowering and fruit ripening concentrated on some months respectively ,and shared the similar pattern. Initial flowering time was significantly correlated with the duration of flowering. The plants which blossomed early had relative long flowering period ,while no correlation was found between initial flowering time and onset of fruit ripening ,suggesting that there are trade - off things among phenological events in the plants. Significant overlap of flowering time was found ,indicating that flowering pattern of some species highly overlapped with others. Most plants performed well on reproduction ,and they had various fruit sizes and seed yield in the study year. The periods of seed dispersal were different among species and among years ,most plants had a long dispersal period to adapt to the environmental heterogeneity of Karst area. Reproductive strategies (including trade - offs) are the important ways for plants to adapt to the habitats and respond to the environmental changes.

Key words: reproductive phenology; adaptation; flowering overlap; seed production; seed dispersal

* * * * *

(上接第 726 页)

Abstract: A biotrickling filter was used to biodegrade formaldehyde gas ,and sodium sulfite was applied to remove the formaldehyde solved in the recirculating trickling liquid. The effect of sodium sulfite on the dominant microorganism in the filter was studied. The results showed that sodium sulfite could enhance the growth of the dominant microorganism and improve the removal efficiency of formaldehyde ,and the dominant microorganism in the filters was *Pseudomonas bacteria*.

Key words: sodium sulfite; biofilm filter; dominant microorganism; formaldehyde